Vestnik zoologii, **33**(4–5): 99–102, 1999

УДК 591.471.36/37:591.3:598.2

СКОСТЕНІННЯ СКЕЛЕТУ КІНЦІВОК В ЕМБРІОГЕНЕЗІ ПТАХІВ З РІЗНИМ ТИПОМ РОЗВИТКУ

О. В. Шатковська

Інститут зоології НАН України, вул. Б. Хмельницького, 15, Київ-30, 252601 Україна

Одержано 3 червня 1998

Окостенение скелета конечностей в эмбриогенезе птиц с разным типом развития. Шатковская О. В. — Исследованы особенности окостенения компонентов скелета конечностей птиц с разным типом развития. Установлено, что начало оссификации скелета конечностей не зависит от типа развития и длительности периода эмбриогенеза. Степень окостенения элементов тазовых конечностей, которые рано начинают функционировать, у исследованных видов выше, чем грудных. На момент вылупления скелет грудной конечности в большей степени окостеневает у выводковых птиц, хотя дефинитивную функцию полета крыло приобретает раньше у птенцовых. Это объясняется топографической координацией (Северцов, 1939).

Ключевые слова: птицы, скелет конечностей, окостенение.

Ossification of Bird Limbs Skeleton of the Different Developmental Types. Shatkovska O. V. — Characteristics of ossification of components of the limb skeleton of some birds were studied. It is found that the beginning of ossification in the bird limbs skeleton does not depend on the duration of embryogenesis and the development types. In all the birds the degree of ossification in the leg skeleton (that begins to function earlier) is more than that one in the wing skeleton. The percentage of the wing skeleton ossification of precocial birds is larger, at the moment of hatching, despite the wing of altricial birds becomes suitable for flight earlier. It is explained by the presence of the topographical coordination between limbs (Северцов, 1939).

Key words: birds, limb skeleton, ossification.

Вступ

На момент вилуплення з яйця ембріони різних видів птахів мають різну ступінь розвитку окремих систем органів. Особливо помітні ці відмінності між птахами з різним типом розвитку. Адаптивна суть еволюційних перетворень від виводкового до нагніздного типу розвитку здавна привертає увагу морфологів. Метою нашої роботи було дослідити один з аспектів цього складного процесу, а саме особливості скостеніння гомологічних і гомодинамних компонентів скелету кінцівок птахів з різним типом розвитку. Під «типом розвитку» ми розуміємо виводковий і нагніздний типи птахів (а також проміжні: напіввиводковий і напівнагніздний). В літературі для визначення цього поняття використовуються різні терміни. Д. Н. Гофман, Н. Н. Ротт (1961) і К. А. Дживанян (1965) вживають термін «тип размножения», Т. Рогульська (Rogulska, 1962) — «тип розвитку». На нашу думку, «тип розвитку» — більш вдалий термін, оскільки різниця між виводковими і нагніздними птахами полягає не в розмноженні — воно однакове в обох типів, — а в особливостях ебріонального і постембріонального періодів розвитку.

Проблемі особливості розвитку скелетних компонентів кінцівок у виводкових і нагніздних птахів присвячені одиничні роботи. Так, Д. Н. Гофман, Н. Н. Ротт (1961) вивчали розвиток акроподія і базиподія крила у представників нагніздних і виводкових птахів. К. А. Дживанян (1965) досліджував органогенез і гістогенез скелету кінцівок курей, качок і голубів в ембріональний період.

Найбільш складним і важливим в подібних дослідженнях є встановлення ідентичних етапів розвитку у різних видів, які коректно було б порівнювати. Вище згадані автори періодизували ембріональний матеріал на основі діб інкубації. На наш погляд, такий підхід не є вдалим, тому що не дозволяє порівнювати види з різними строками насиджування. Крім того, у птахів з різним типом розвитку (навіть при однакових сроках інкубації) ступінь розвитку ембріона на один і той же момент ембріогенезу різна. К. А. Дживанян (1965, с. 13) також вважав, що «вследствие различий в

длительности эмбрионального периода и в типах размножения птиц, определенные стадии эмбриогенеза скелета конечностей достигаются ими в разные сроки. В силу этого затруднительно сравнение процессов гистогенеза по дням инкубации».

Найбільш близькою до теми нашого дослідження є робота Т. Рогульської (Rogulska, 1962). Автором розглянуто відмінності в процесі скостеніння скелету 3 видів птахів з різним типом розвитку. Однак, в цій роботі відсутні дані про початкові стадії скостеніння кінцівок, скостеніння грудної кінцівки не розглядається взагалі, що не дає змоги порівняти процеси скостеніння грудної і тазової кінцівок, а також встановити наявність (чи відсутність) скорельованості процесів скостеніння грудної і тазової кінцівок у птахів з різним типом розвитку. Саме на ці питання ми акцентували увагу в нашій роботі.

Матеріал і методи

Для здійснення поставленої мети нами було досліджено 58 ембріонів птахів з різним типом розвитку (перепілка японська (*Coturnix japonica*), мартин сріблястий (*Larus argentatus*), ластівка берегова (*Riparia riparia*), грак (*Corvus frugilegus*).

Ембріони диких видів птахів було зібрано нами протягом 1994—1997 рр. в Приазовському р-ні Запорізької обл. Вони вилучалися відразу після збору яєць і фіксувалися у суміші льодяної оцтової кислоти і 96% етилового спирту (1 : 4). Яйця перепілки проінкубовано в побутовому інкубаторі «Наседка-1». Стадії ембріогенезу птахів визначались за допомогою таблиць нормального розвитку В. Гамбургера і Г. Л. Гамільтона (Рагозина, 1975) для виводкових птахів, і А. М. Болотнікова та ін. (1988) для нагніздних. Ми вважаємо, що подібна класифікація матеріалу більш всього підходить для вирішення завдання нашого дослідження, так як вона не залежить від хронології і дає змогу порівнювати птахів з різним терміном ембріогенезу і типом розвитку.

Отриманий ембріональний матеріал опрацьовувався за методикою Е. В. Симонса і Дж. Р. ван Горна (Simons, van Horn, 1979) з метою отримання тотальних препаратів. Хрящова тканина фарбувалась альціановим синім «8GX", який додавався у фіксатор безпосередньо перед фіксацією матеріалу. Кісткова тканина фарбувалась алізаріном червоним «С» на одному з етапів просвітлення. Комплексне використання барвників дозволяло отримати комбіноване фарбування.

Тотальні препарати замальовувалися (із збереженням пропорцій) при допомозі стереоскопічного мікроскопа МБС-9. Всього було досліджено 12—14 стадій розвитку кожного виду (з 32 по 43-ю стадію у нагніздних і з 32 по 45-ю стадію у виводкових і напіввиводкових).

Ступінь скостеніння скелету грудної і тазової кінцівки вираховувалась по малюнку за методикою, запропонованою Т. Рогульською (Rogulska, 1962). Процент скостеніння для тазової кінцівки визначався відношенням сумарної довжини відрізків femur, tibiotarsus і tarsometatarsus, втягнутих в процес скостеніння, до сумарної довжини цих елементів. Для грудної кінцівки до уваги було взято відношення сумарної довжини скостенілих відрізків humerus, ulna і metakarpale II пальця до сумарної довжини цих елементів (табл. 1).

Таблиця 1. Порівняння темпів осифікації скелету кінцівок у птахів з різним типом розвитку в ембріогенезі, %

Table 1. Comparison of the rates of ossification of the bird limbs skeleton of the different development types at the embryogenesis, %

Стадія	Мартин сріблястий		Перепілка японська		Ластівка берегова		Грак	
	грудна	тазова	грудна	тазова	грудна	тазова	грудна	тазова
32	15	15	16	16	12	12	16	16
33	20	22	23	23	13	20	20	20
34	30	29	32	29	21	22	24	23
35	36	35	38	39	31	27	31	29
36	41	40	39	45	33	34	34	33
37	51	50	47	52	37	39	38	40
38	54	54	55	58	39	40	40	43
39	58	59	56	61	41	41	43	48
40	61	61	62	68	41	46	48	52
41	66	65	66	71	45	50	50	57
42	67	65	71	72	49	58	58	64
43	68	71	75	78	53	64	60	66
44	70	71	77	78				
45	71	72	79	80				

Результати дослідження

В ході проведеного дослідження нами було встановлено, що у досліджених видів птахів костеніння елементів стилоподія і зейгоподія починається на 31–32-й стадії, metacarpalia — на 33–34-й стадії, а metatarsalia відповідно на 32–34-й стадії. Тобто, початок осифікації не залежить від типу розвитку та тривалості періоду ембріогенезу. Темп скостеніння до 35–36-ї стадії мало відрізняється у досліджених видів (рис. 1, *а, б*).

Надалі відбувається зміна швидкості скостеніння. В цілому можна зазначити, що темп осифікації у виводкових птахів вищий, ніж у нагніздних. У перепілки і мартина темп скостеніння найвищий і на момент вилуплення процент скостеніння досягає відповідно 79 і 71% — грудна кінцівка, 80 і 72% — тазова кінцівка. У представників нагніздних темп осифікації значно нижчий. Так, у ластівки і грака грудна кінцівка скостеніває лише на 53 і 60%, а тазова кінцівка на 64 і 66%.

Таким чином, у досліджених видів птахів процент скостеніння тазової кінцівки вищий, ніж грудної. Це, напевне, пояснюється тим, що відразу після вилуплення як у нагніздних, так і виводкових птахів тазова кінцівка несе більше функціональне навантаження, ніж грудна. Що стосується тазової кінцівки, то в більшій мірі вона скостеніває у виводкових і напіввиводкових птахів, у яких це навантаження значно вище.

Дуже цікаво в цьому зв'язку розглянути процес скостеніння крила. Логічно було б сподіватися, як писали Д. Н. Гофман, Н. Н. Ротт (1961), що «... к моменту вылупления степень развития крыла не может быть отнесена к числу призна-

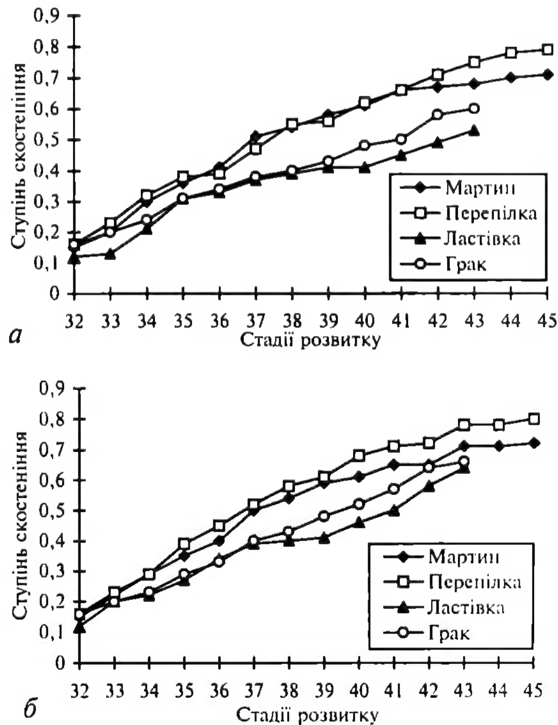


Рис. 1. Ступінь скостеніння грудної (*а*) і тазової (*б*) кінцівок птахів на різних стадіях ембріогенезу.

Fig. 1. Degree of ossification of the pectoral limb (*a*) and pelvic limb (*б*) skeleton of the birds at the different stages of the embryogenesis.

ков птенцовости и выводковости, так как у обеих групп крыло не несет дефинитивной функции полета в начале постэмбрионального периода».

Проте, результати нашого дослідження свідчать протилежне. У представників виводкових і напіввиводкових птахів процент скостеніння грудної кінцівки вищий (79% — у перепілки, 71 — у мартина), ніж у нагніздних (53% — ластівка), хоча «на крило» останні стають раніше. Певно, це може бути зумовлено тим, що осифікація грудних і тазових кінцівок регулюється одними й тими ж факторами.

Даний випадок, на нашу думку, є одним з прикладів топографічної координації (Северцов, 1939). Потреба в функціювані тазових кінцівок відразу після вилуплення у виводкових птахів призводить до високих темпів їх скостеніння в ембріональному періоді розвитку. Оскільки грудна і тазова кінцівки є ланками єдиного координаційного ланцюга, то зміна в одній з них спонукає до змін в іншій. В нашому випадку такою залежною ланкою є зростання темпів скостеніння грудної кінцівки у виводкових птахів, хоча потреби у їх ранньому функціюванні на відміну від тазових кінцівок немає.

Подальшого дослідження потребують фактори, які зумовлюють різницю ступенів скостеніння грудної і тазової кінцівок у птахів з різним типом розвитку на момент вилуплення. У виводкових і напіввиводкових ця різниця складає 1 % (72—71 і 80—79%), а у нагніздних 6—7%.

Висновки

1. Відповідно з отриманими результатами початок процесу скостеніння скелету кінцівок не залежить від тривалості ембріогенезу та типу розвитку.

2. Темп осифікації скелетних компонентів кінцівок у виводкових, птахів в цілому вищий, ніж у нагніздних.

3. У досліджених видів процент скостеніння тазової кінцівки на момент вилуплення вищий, ніж грудної. Це зумовлено більшим функціональним навантаженням тазової кінцівки відразу після вилуплення як у виводкових так і у нагніздних птахів.

4. Ступінь скостеніння скелету грудної кінцівки також вища у виводкових, ніж у нагніздних, хоча дефінітивну функцію польоту крило набуває раніше в останніх. Певно, це пояснюється тим, що процеси костеніння грудної і тазової кінцівок (гомодинамних органів) скоординовані між собою і регулюються одними й тими ж факторами.

Болотников А. М. и др. Экология раннего онтогенеза. — Свердловск : ЦНЦ АН СССР, 1985. — 228 с.

Гофман Д. Н., Ротт Н. Н. Развитие скелета крыла в эмбриогенезе птиц разных типов размножения // Бюл. МОИП. — 1961. — **66**, вып. 1. — С. 40—53.

Дживанян К. А. К сравнительному эмбрио-гистогенезу скелета конечностей птиц при некоторых типах размножения : Автореф. дис.... канд. биол. наук. — Ереван, 1965. — 22 с.

Рагозина М. Н. Курица (*Gallus domesticus* L.) // Объекты биологии развития. — М. : Наука, 1975. — С. 463—504.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. — 610 с.

Simons E. V., van Horn J. R. A new procedure for whole-mount alcian blue steining of the cartilaginous skeleton of chicken embryos, adopted to the clearing procedure in potassium hydroxide // Control mechanisms of skull morphogenesis. — Djogjakarta, 1979. — P. 281—292.

Rogulska T. Differences in the process of ossification during the embryonic development of the chick (*Gallus domesticus* L.), rook (*Corvus frugilegus* L.) and black-headed gull (*Larus ridibundus* L.) // Zool. polon. — 1962. — **12**. — P. 223—233.